

УДК 576.895.421

**ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
У ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: IXODIDAE)
С ПОЗИЦИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ВИДА**

© Н. А. Филиппова

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: ixodina@zin.ru
Поступила 10.07.2007

На основании изучения морфологической изменчивости в ареале всех фаз онтогенеза 11 полиморфных видов-переносчиков с разными типами паразитизма и разнотипными обширными ареалами сформулированы критерии для двух наиболее употребляемых в таксономии иксодовых клещей внутривидовых рангов: подвида и морфотипа. Подвиды имеют более ограниченный, чем близкие виды, комплекс визуальных морфологических отличий, обычно выраженный у обоих или одного из полов половозрелой фазы. На неполовозрелых фазах отличия подвидов чаще касаются морфометрических признаков и выявляются статистически. Морфотипы выделены как внутри видов, не дающих достаточных оснований для подразделения на подвиды, так и внутри подвидов некоторых видов. Обычно морфотипы отличаются на каждой фазе «своим» набором морфометрических признаков. Все дифференциальные параметры морфотипов перекрываются, но демонстрируют статистически достоверную степень различий. Рассматриваются варианты дифференциации на подвиды и морфотипы. Реконструированы для каждого конкретного случая исторические факторы внутривидовой дифференциации.

Ключевые слова: подвиды, морфотипы, Ixodidae, факторы внутривидовой дифференциации.

Изучение вопросов внутривидовой изменчивости и на ее основе таксономической структуры видов иксодовых клещей имеет как фундаментальное, так и прикладное значение. В фундаментальном плане четкое представление о морфологической изменчивости каждой активной фазы онтогенеза конкретного вида в ареале позволяет с уверенностью проводить морфологические границы между близкими видами. Таксономическая структура составляет основу для планирования изучения видовой самостоятельности биохимическими и молекулярными методами и осмысления его результатов, а также ориентирует при попытках поиска внешних морфологических диагностических признаков у криптических видов. Степень морфологических различий между внутривидовыми географическими совокупностями, показателями вероятности статистически достоверных различий, особенности

изменчивости в переходных зонах, особенности ареалов внутривидовых таксонов могут служить косвенными доказательствами разновременного и разнонаправленного палеогенеза видového ареала в разных его частях. Далее, поскольку каждый вид иксодовых клещей является специфической экологической средой для переносимого им возбудителя, морфологическое разнообразие внутри вида клеща на протяжении ареала, согласующееся с особенностями палеогенеза ареала, может сигнализировать о неравнозначном потенциале вида клеща как переносчика. В пользу такого предположения свидетельствуют, например, факты отсутствия клещевого энцефалита на некоторых весьма обширных рекреационных территориях внутри ареала вида-переносчика *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758), интенсивно посещаемых немунными контингентами. В пользу такого предположения могут свидетельствовать также факты отличия уровней вирусофорности и клинических форм клещевого энцефалита на протяжении тех неоднозначных по палеогенезу природных условий частей ареала, где перенос вирусов осуществляет вид *I. persulcatus* Schulze, 1930.

Проведенными мною, а также совместно с коллегами по единому плану исследованиями установлены особенности внутривидовой таксономической структуры 11 полиморфных видов и факторы, ее обусловившие. Но при отдельном рассмотрении видов выпадала возможность сравнительного анализа морфологических особенностей внутривидовой дифференциации и сравнительного анализа причин, их обуславливающих. Выпадали и такие факты, как повторности совпадений у разных видов-переносчиков морфологических особенностей в ареале с особенностями из сферы природной очаговости заболеваний.

Задачи настоящей статьи — в рамках морфологической концепции вида обобщить наш опыт изучения внутривидовой дифференциации у иксодовых клещей, сформулировать критерии внутривидовых таксономических рангов — подвида и морфотипа, наиболее приемлемых для полиморфных видов иксодовых клещей, обсудить наиболее характерные варианты морфологической внутривидовой дифференциации и их неоднозначные причины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили коллекции Зоологического института РАН. В результате целенаправленных многолетних сборов и культивирования в лаборатории ряда полиморфных видов с обширными ареалами автором накоплен материал по изменчивости совокупностей особей из многих точек видových ареалов, представленных обоими полами и обеими неполовозрелыми фазами.

Аналізу были подвергнуты данные по географической изменчивости на всех активных фазах онтогенеза следующих видов: *Ixodes (Ixodes) persulcatus* (Филиппова, Другова, 1985; Филиппова, Мусатов, 1996; Филиппова, 2000), *I. (I.) pavlovskyi* Pomerantzev, 1946 (Филиппова, Панова, 1998б; Филиппова, 2000, 2006), *I. (I.) ricinus* (Филиппова, Панова, 1997, 1998а; Филиппова, 2000), *I. (Pholeoixodes) crenulatus* Koch, 1844 (Филиппова, Панова, 2000), *Haemaphysalis (Rhipistoma) erinacei* Pavesi, 1844 (Филиппова и др., 1993), *Hyalomma (Euhyalomma) asiaticum* Schulze et Schlottke, 1928 (Филиппова и др., 1995; Апанаскевич, Филиппова, 2007), *Hi. (Eh.) marginatum* Koch, 1844 (Апанаскевич, 2003б, 2004; Апанаскевич, Филиппова, 2007), *Dermacentor (Serdjukovia) marginatus* (Sulzer, 1776; Филиппова, 2004), *D. (S.) ushakovae* Filippova et Pa-

pova, 1987, *D. (S.) silvarum* Olenov, 1931, *D. (S.) nuttalli* Olenov, 1929 (Филиппова, Плаксина, 2005).

Данный список включает основных переносчиков возбудителей клещевого энцефалита, иксодового клещевого боррелиоза (болезни Лайма), лихорадки Крым—Конго и других вирусных, риккетсиозных, бактериальных инфекций и протозойных инвазий.

Среди перечисленных видов представлены таковые с пассивным пастбищным, преследующим пастбищно-норным и гнездово-норным типами подстерегания. Все исследованные виды имеют обширные ареалы как сплошные (или с наиболее обширной сплошной зоной), так и в разной степени дизъюнктивные.

Для всех перечисленных выше видов выяснены следующие показатели: по каким признакам (будь то глазомерные или статистические) отличаются соответствующие фазы в разных географических совокупностях в пределах видовых ареалов; наличие транзитных признаков (базирующихся на структурах, имеющих у всех фаз онтогенеза единую тенденцию), дифференциальных для разных географических совокупностей; при отсутствии транзитных признаков выявлялось, имеется ли общая тенденция дифференциальных признаков у каких-либо 2 фаз; если у разных фаз дифференциальные признаки имели разнонаправленную тенденцию, то подсчитывалось их количество при сравнении каждой географической совокупности со всеми остальными.

В соответствии с размерами половозрелая фаза изучалась тотально с помощью бинокулярного микроскопа, отдельные структуры половозрелой фазы и неполовозрелые фазы изучались на микроскопических препаратах с помощью светового микроскопа системы AMPLIVAL.

Выборки для каждого пола и каждой неполовозрелой фазы включали, как правило, не менее 25 особей. Исключение представляли ограниченные коллекционным материалом несколько выборок с удаленных зарубежных территорий (например, номинативный подвид *Hm. erinacei* из Египта). Первоначально изучалось 20—30 признаков для каждого пола и каждой неполовозрелой фазы. Затем отбрасывались признаки с высоким показателем коэффициента вариации и статистическому анализу географической изменчивости подвергалось до 17 признаков. Ими могли быть: форма органа или его отдельной структуры, рисунок скутума и конскутума, пропорции или абсолютные размеры органа или его отдельной структуры, количество структур. Материалы по изменчивости морфометрических признаков накапливались в базах данных; обработка их проводилась с помощью пакета СТАТИСТИКА. Все фактические данные по изменчивости изученных географических совокупностей особей на каждой фазе: название признака, объем выборки, среднее значение, среднее квадратическое отклонение, ошибка среднего, коэффициент вариации, достоверность различий географических совокупностей на основании коэффициента Стьюдента и др., содержатся в цитируемых ниже публикациях, посвященных приведенным выше 11 видам.

У подавляющего большинства других видов с территорий СНГ и некоторых сопредельных выявлены дифференциальные параметры для соответствующих фаз тех географических совокупностей, для которых это позволял коллекционный материал (Филиппова, 1977, 1997). Однако отсутствие достаточных оснований (географического представительства в ареале отдельных фаз, возможности опереться на типовый материал по подвидам и т. д.) заставило нас воздержаться от включения многих видов в приведенный выше список для анализа внутривидовой таксономической структуры.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ РАНГОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ

Длительный период в таксономии иксодовых клещей подвиды или варианты выделяли по единичным экземплярам преимущественно одного из полов. Учитывая, что иксодовым клещам присущ облигатный, резко выраженный половой диморфизм, в таких случаях определять подвидовую принадлежность особи противоположного пола (не говоря уже о неполовозрелых фазах) не представляется возможным. К тому же основанием для выделения подвида нередко служил лишь один дифференциальный признак. Им могли быть: чрезвычайно редкая морфологическая модификация, карликовость или недоразвитие органа из-за неполного насыщения неполовозрелых фаз, а также признак, теряющий специфику при фиксации и хранении, и даже принесенные повреждения. При слабой изученности видов в подвиды, выделенные по единичным экземплярам, попадали самостоятельные близкие виды, обитающие на той же или смежной территории. Хотя Международный кодекс зоологической номенклатуры (МКЗН, 2000) признает статус подвида, установленного по единственному экземпляру, описанная ситуация оказывалась тупиковой при дальнейших ревизиях иксодовых клещей. Конкретные факты такой ситуации проанализированы нами при соответствующих ревизиях (Филиппова, 1977, 1997; Филиппова, Стекольников, 2007).

Следующий этап изучения вопросов внутривидовой таксономии характеризуется принятием авторами лишь географической природы морфологической дифференциации видов, но вместе с тем и ограниченностью коллекционного материала. Принимается во внимание только половозрелая фаза, представленная одним или обоими полами и ограниченным количеством особей. Типовой материал не выделен или выделен, но сохранился далеко не всегда. Дифференциальные диагнозы в некоторых случаях позволяют опознавать соответствующие таксоны (Поспелова-Штром, 1940, в: Померанцев, 1950; Померанцев, 1948, 1950; Hoogstraal, Kaiser, 1959), в некоторых — неудачные. Внутривидовые таксоны этого этапа в дальнейшем только частично использованы нами в качестве «отправной точки» при переисследовании внутривидовых отношений. Некоторые из них подтверждены на представительном в объеме ареала материале по всем активным фазам онтогенеза в ранге видов (Hoogstraal, Kim, 1985; Филиппова и др., 1993, 1995), некоторые возведены в ранг вида (Филиппова, 1969; Апанаскевич, 2003а).

Современные представления о внутривидовых таксономических отношениях у иксодовых клещей обычно строятся на изучении морфологической изменчивости в ареале по возможности всех активных фаз онтогенеза.

В рамках морфологической концепции вида в сем. Ixodidae Murray, 1877 на сегодняшний день наиболее признаны 2 внутривидовых ранга — подвид и морфотип (Oliver et al., 1993; Huthcheson et al., 1995; Huthcheson, Oliver, 1996; Филиппова, 2000). Статус подвидового ранга и триномен названия его таксонов узаконены МКЗН (2000). Морфотип не имеет статуса в зоологической номенклатуре. У иксодовых клещей он может выступать в качестве и внутривидового, и внутривидового ранга. В таксономической литературе по разным группам животных для этого ранга предложены и другие варианты названия. По отношению к иксодовым клещам этот вопрос мы рассматривали ранее (Филиппова, 2000). Здесь же напомним основную причину выбора термина «морфотип» для географических совокупностей особей внутри вида или подвида — морфотипы у иксодовых клещей выделяются и поддаются опознанию на морфологической основе.

ПОДВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

У видов сем. *Ixodidae*, в том числе и близкородственных с территорий СНГ и сопредельных, установлены дифференциальные морфологические межвидовые признаки для самки, самца, нимфы и личинки. Межвидовые дифференциальные признаки носят альтернативный характер независимо от внутривидовой изменчивости (Филиппова, 1977, 1997, 2000). Вместе с этим многогранная внутривидовая изменчивость в ареале ставит вопрос, какую степень внутривидовой дифференциации у иксодид следует считать достаточной для признания подвидового статуса, а какую — для морфотипа.

Придерживаясь описанных выше подходов для оценки внутривидовой изменчивости всех активных фаз онтогенеза в обширных видовых ареалах разного типа, мы относим к рангу подвида географическую совокупность особей или группы таковых, имеющих в рамках признанного в зоологии «Правила 75 %» следующую степень различий. Во-первых, хотя бы один дифференциальный признак на половозрелой фазе. Во-вторых, подвидовые различия охватывают, как правило, одну или обе неполовозрелые фазы, у которых проявляются в форме органов и их структур или выявляются статистически по морфометрическим признакам.

На половозрелой фазе это могут быть признаки, присущие органам и структурам, свойственным только самке или самцу, или — всем фазам онтогенеза. В последнем случае наибольшая уверенность в дифференциации на подвиды возникает при наличии транзитных признаков с однонаправленной тенденцией у всех фаз. Примером такого варианта служит вид *I. pavlovskyi* с двумя подвидами — *I. p. pavlovskyi* Pom., 1946 и *I. p. occidentalis* Filippova et Panova, 1998, ареалы которых характеризуются обширной дизъюнкцией. Распространение 3 изученных географических совокупностей, включающих порядка 300 особей всех фаз, см. рис. 1. На половозрелой фазе подвиды различаются несколькими глазомерными признаками: присущей только самке степени выраженности боковых борозд и валиков скутума, очертанием гипостома самки, формой лапки I обоих полов. Однако различия по этим признакам охватывают лишь $\frac{3}{4}$ особей в каждом подвидовом ареале. Имеются также транзитные с единой тенденцией статистически достоверные различия по абсолютным размерам 5 структур и пропорциям лапки I. Также имеется значительное количество различий на 1 или 2 соответствующих фазах (Филиппова, Панова, 1998б: табл. 1, 2). Из цитированных таблиц следует, что внутри ареала западного подвида, характеризующегося неоднозначными по природным условиям и истории формирования территориями, имеется ряд статистически достоверных морфометрических различий между совокупностями особей соответствующих фаз из Салаира и Кузнецкого Алатау (рис. 1, А), с одной стороны, и Юго-Западного Алтая (рис. 1, В) — с другой. Однако различий значительно меньше, чем у подвидов, и они касаются лишь отдельных фаз. Поэтому мы рассматриваем такие географические совокупности в ранге морфотипа. Выборочное изучение всех фаз из ряда других географических точек соответственно в западном или восточном изолятах полностью подтвердило такой характер внутривидовой дифференциации. Неоднозначность таксономической дифференциации данного вида согласуется как с плиоценовой дизъюнкцией между западной и восточной территориями видового ареала, так и с тесными фаунистическими связями горных систем Южной Сибири и Алтая.

Данный вид характеризуется всецело пастбищным типом подстерегания и паразитированием неполовозрелых фаз равно на птицах экологической

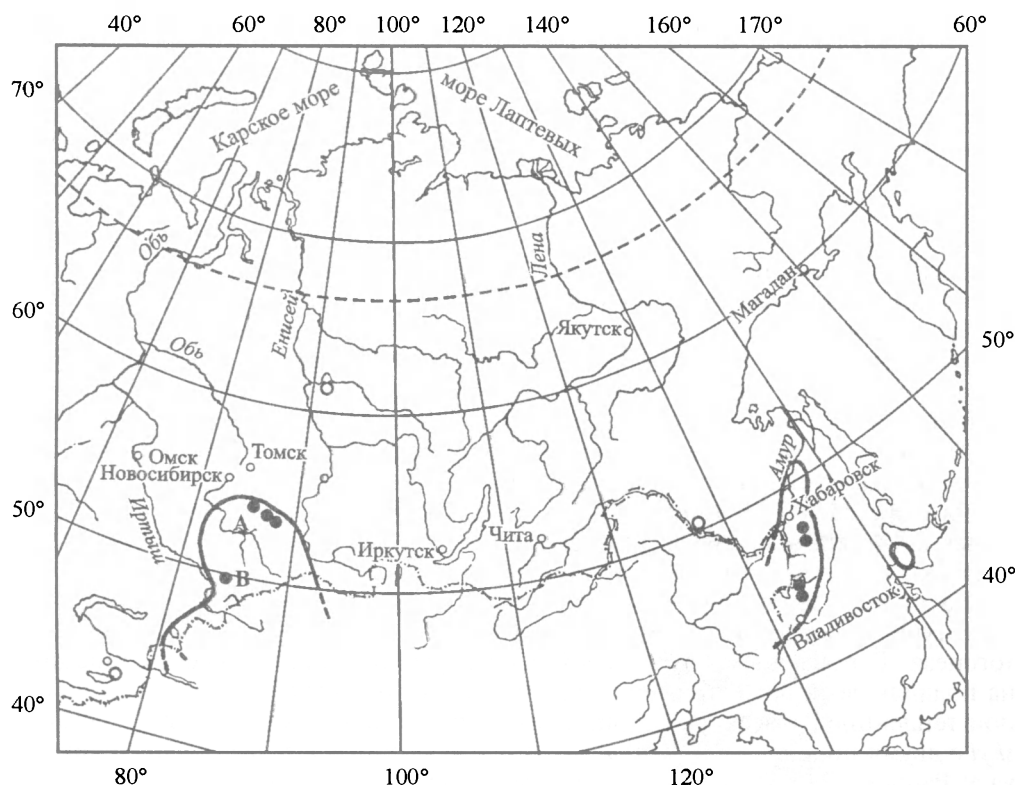


Рис. 1. Дизъюнктивные ареалы подвидов *Ixodes pavlovskiy occidentalis* (с морфотипами А, В) и *I. p. pavlovskiy* (по: Филиппова, Панова, 1998б).

Fig. 1. Disjunctive ranges of the subspecies *Ixodes pavlovskiy occidentalis* (with morphotypes A, B) and *I. p. pavlovskiy* (by: Filippova, Panova, 1998b).

группы, собирающей корм на земле, и мелких млекопитающих, а половозрелой фазы — на птицах той же экологической группы. Оба подвида в своих дизъюнктивных ареалах приурочены к низко- или среднегорным таежным биотопам с большим количеством плиоценовых флористических элементов или их дериватам.

Несколько иной вариант внутривидовой дифференциации встречаем у вида *Haemaphysalis erinacei* Pavesi, 1844. Запутанная история изучения структуры данного вида и вопросы синонимии подробно рассмотрены ранее (Филиппова и др., 1993). Ниже использованы только необходимые для задач настоящей статьи данные. У этого вида описано 3 подвида (Поспелова-Штром, 1940, она же, в: Померанцев, 1950): *Hm. erinacei erinacei* Pavesi, 1844, *Hm. e. taurica* Pospelova-Shtrom, 1940, *Hm. e. turanica* Pospelova-Shtrom, 1940, подтвержденные в дальнейшем на большом материале по всем фазам (Hoogstraal, 1955; Hoogstraal, Kim, 1985; Филиппова и др., 1993; Филиппова, 1997). Дизъюнктивный ареал вида простирается от Пиренейского п-ова через Южную Европу и Северную Африку, Переднюю и Среднюю Азию, достигая Центральной Азии.

Остановимся на результатах изучения 64 выборок, включающих свыше 1100 особей всех фаз, преимущественно из восточной части видового ареала (рис. 2). Между группами географических совокупностей, которые мы рас-

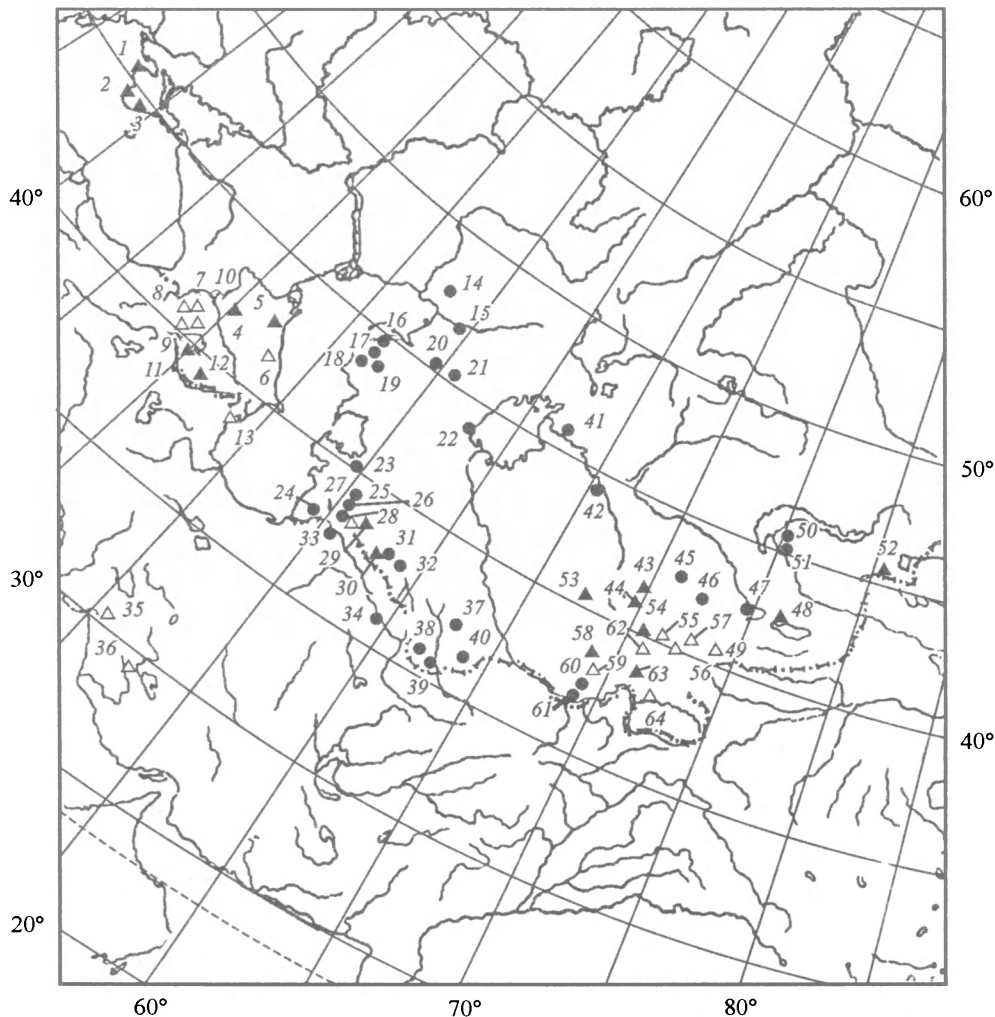


Рис. 2. Распространение подвидов *Haemaphysalis erinacei taurica* (треугольник) и *Hm. e. turanica* (круг) в восточной части видового ареала (по: Филиппова и др., 1993).
1—63 — изученные выборки.

Fig. 2. Distribution of the subspecies *Haemaphysalis erinacei taurica* (triangle) and *Hm. e. turanica* (circle) in the eastern part of the species range (by: Filippova et al., 1993).

считаем в ранге подвидов, не перекрывались или показали статистически достоверные различия значительное количество признаков у самцов и самок, меньшее — у нимф, у личинок лишь 1 признак (Филиппова и др., 1993: табл. 1—4; рис. 2—8). Эти результаты позволили значительно расширить круг дифференциальных подвидовых структур, показать особенности их распределения по фазам, а также неравнозначность морфологических отношений подвидов в онтогенезе. Подвиды имеют несколько дифференциальных структур, развитых только на половозрелой фазе (форма и пунктировка скутума и конскутума, соотношение длин коготков и присоски лапки I), а также характеризуются несколькими транзитными признаками на отрезке нимфа—половозрелая фаза. Это: относительные размеры щетинок

скутума нимфы и самки, форма пальп и их вентро-медиальных щетинок, а также относительные размеры щетинок кокс I—IV на отрезке нимфа—оба пола. На личиночной фазе обнаружен только один дифференциальный статистически достоверный морфометрический признак — расстояние от вершины пальп до вершины латерального выступа. Здесь приходится сделать 2 оговорки: признак различает *Hm. e. turanica* от 2 других подвидов, у которых он идентичен. Тенденция общего очертания пальп, на которое влияет величина этого расстояния, разнонаправлена у личинки и двух старших фаз. Еще несколько слов о неравнозначности морфологических отношений подвидов в онтогенезе. *Hm. e. turanica* и *Hm. e. taurica* четко различаются по самкам и самцам комплексом признаков, а *Hm. e. erinacei* имеет признаки, свойственные как первому, так и второму подвиду, а также носящие промежуточный характер. На нимфальной фазе различия двух первых подвидов не перекрываются или выдерживают «Правило 75 %», но ограниченное число особей из северного Египта не отличалось от *Hm. e. taurica* при статистически достоверном отличии от *Hm. e. turanica*.

Hm. erinacei — характеризуется норным типом подстерегания. На коллекционном материале ЗИН РАН выявлены зоны обитания в тесном территориальном соседстве подвидов *Hm. e. turanica* и *Hm. e. taurica* (рис. 2). Такие зоны характеризуются мозаичностью и взаимным проникновением вертикальных природных поясов, к которым подвиды приурочены. В этих случаях прослежена биотопическая изоляция двух данных подвидов, стереть которую не может даже объединенное действие таких факторов, как использование общих в таксономическом отношении прокормителей, многие из которых ведут очень подвижный образ жизни (песчанки, мелкие хищные млекопитающие), и совпадение сроков паразитирования. Первый подвид приурочен к открытым биотопам на небольших высотах с жаркими аридными условиями обитания. Второй — к биотопам, испытывающим влияние различного рода водоемов — морскому побережью, горным ущельям с реками и древесной растительностью, нивелирующими перепады температуры и влажности. Надежные сведения о распространении, биотопических и хозяйственных связях *Hm. e. erinacei* очень ограничены. Представленные выше морфологические характеристики подвидов позволяют судить о значительной близости *Hm. e. erinacei* и *Hm. e. taurica* и существенной дивергенции их и *Hm. e. turanica*.

Вариант, когда подвидовая дифференциация наиболее надежно базируется на органах или их структурах, появляющихся в онтогенезе только на половозрелой фазе, свойствен виду *Hl. asiaticum*, в высокой степени изменчивому на протяжении обширного ареала (рис. 3). В этом случае отпадает вопрос о транзитном проявлении дифференциальных подвидовых признаков. Изучение 17 географических совокупностей, представленных 126 выборками, включающими свыше 6000 особей всех фаз из видового ареала, показало сложную картину внутривидовой географической изменчивости морфологических признаков на протяжении онтогенеза (Филиппова и др., 1995). По нескольким структурам перитремы и соотношению длины и высоты лапки I самки и самца, а также особенностям пунктировки конскутума самца прослеживаются различия разной степени между 3 географическими группами совокупностей, соответствующими 3 подвидам: *Hl. asiaticum asiaticum* Schulze et Schlottke, 1928, *Hl. a. kozlovi* Olenov, 1931 и *Hl. a. caucasicum* Pomerantzev, 1940. Подвиды были выделены Померанцевым (1950) по более ограниченному количеству признаков только половозрелой фазы из ограниченных географических точек. У личинки и нимфы отличия подвидов прослеживаются лишь по размерным признакам и носят преимущественно раз-

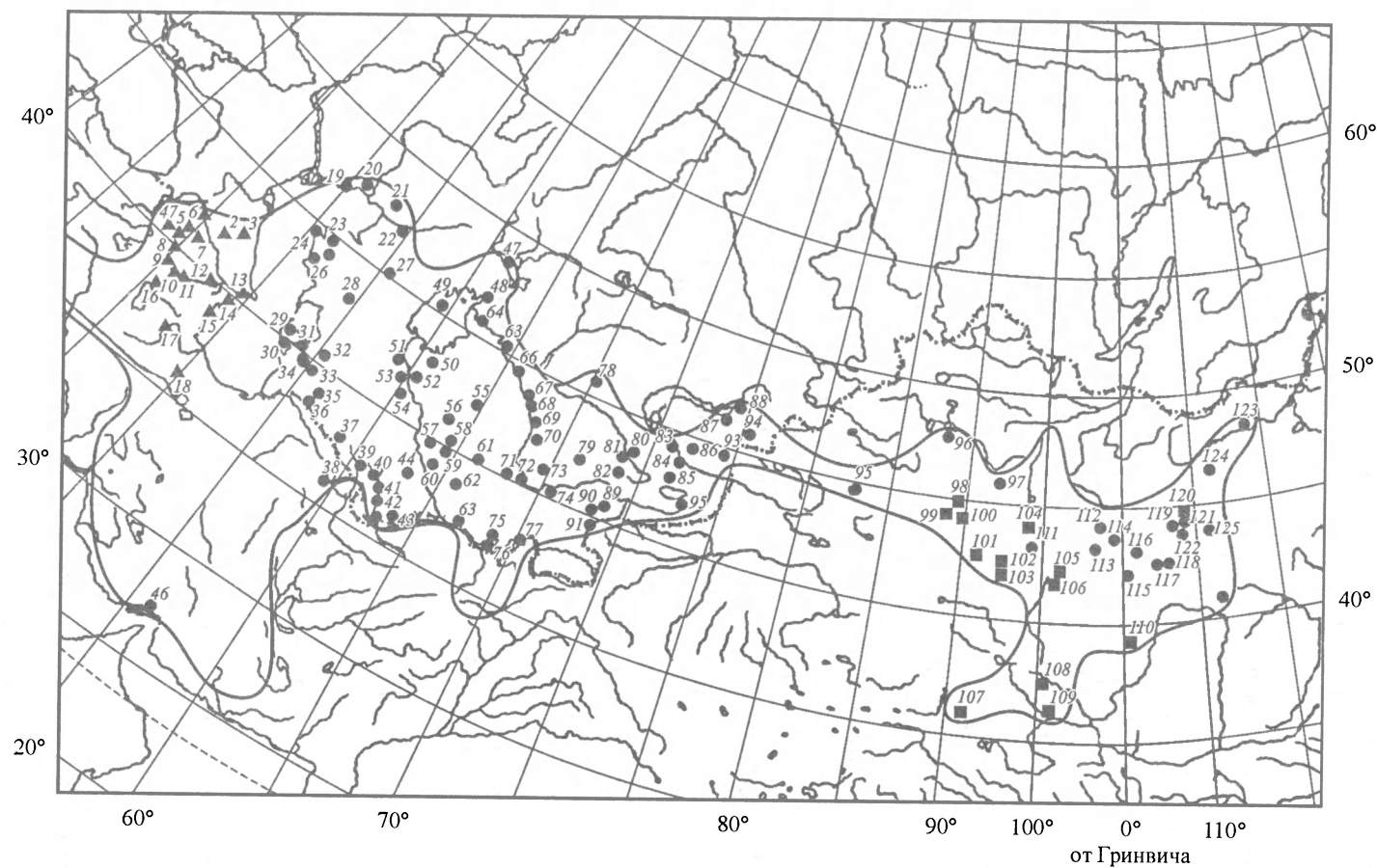


Рис. 3. Распространение подвидов *Hyalomma asiaticum asiaticum* (круг), *Hl. a. caucasicum* (треугольник), *Hl. a. kozlovi* (квадрат) (по: Филиппова и др., 1995).
1—126 — изученные выборки.

Fig. 3. Distribution of the subspecies of *Hyalomma asiaticum asiaticum* (circle), *Hl. a. caucasicum* (triangle), and *Hl. a. kozlovi* (square) (by: Filippova et al., 1995).

нонаправленный характер как у фаз, так и по географии. Следует отметить еще некоторые особенности. Прослежена неравнозначность морфологических отношений подвидов в онтогенезе. Несмотря на разрыв ареалов *Hl. a. caucasicum* (Закавказье, Иранское нагорье) и *Hl. a. kozlovi* (высокогорья Центральной Азии), эти подвиды имеют между собой большее морфологическое сходство, чем по отношению к *Hl. a. asiaticum* (равнинные и предгорные пустыни Казахстана, Средней и Центральной Азии). Перекрывание ареалов *Hl. a. asiaticum* (в его восточной части) и *Hl. a. kozlovi* из-за масштаба схематичной карты (рис. 3) не отражает присущей этим подвидам биотопической дифференциации: первый из них приурочен к жарким аридным равнинным и предгорным биотопам, а второй — к холодным высокогорным пустыням. Особенно в пределах подвидового ареала *Hl. a. asiaticum* и реже такового *Hl. a. kozlovi* отмечены статистически достоверно отличающиеся по неполовозрелым фазам морфотипы (Филиппова и др., 1995).

Меняющиеся на протяжении цикла развития паразито-хозяинные связи и тип подстерегания, по-видимому, свойственны всем подвидам *Hl. asiaticum*. Личинки и нимфы паразитируют на мелких и средних млекопитающих, обитателях нор открытых биотопов, и характеризуются норным подстереганием, тогда как половозрелые клещи характеризуются активным преследованием прокормителей — крупных млекопитающих вне убежищ. Всем рассмотренным видам свойствен треххозяинный цикл развития.

Другой полиморфный вид этого рода — *Hl. (Ehl.) marginatum* Koch, 1844, характеризуется сходной схемой морфологической дифференциации на подвиды в обширном ареале, охватывающем юг Европы, Кавказ, Переднюю, Среднюю и частично Центральную Азию, почти всю Африку, что установлено на изучении порядка 7000 особей всех фаз (Апанаскевич, 2003б, 2004). Этот вид отличают от предыдущего такие биологические черты, как паразитирование неполовозрелых фаз на птицах и двуххозяинный цикл развития. При гео-экологических отличиях от предыдущего вида 3 несомненные подвида — *Hl. (Ehl.) marginatum* Koch, 1844, *Hl. m. turanicum* Pomerantzev, 1946, *Hl. m. rufipes* Koch, 1844, четко различаются на половозрелой фазе (как и подвиды предыдущего вида) такими присущими только половозрелой фазе признакам, как рельеф дорсальных щитков и строение перитремы (Померанцев, 1950; Апанаскевич, 2004). Но на неполовозрелых фазах дифференциальные подвидовые признаки единичны, и достоверность их удалось установить не на всех территориях подвидовых ареалов (Апанаскевич, 2003б; Апанаскевич, Филиппова, 2007).

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НА МОРФОТИПЫ

О различиях между критериями подвидов и морфотипов в приложении к иксодовым клещам сказано выше. Поскольку морфотип — внутривидовая категория, не имеющая статуса в МКЗН (2000), при подаче информации о конкретном морфотипе мы привязываем его к географическим названиям территории, для которой он установлен. Обозначать морфотип по морфологическим критериям невозможно, так как дифференциальные признаки разных морфотипов базируются на размерах или пропорциях одних и тех же структур и выявляются лишь методами математической статистики. Дифференциальные параметры морфотипов, как правило, перекрываются. Морфотипы существуют независимо от того, удастся или не удастся обосновать внутри данного вида подвиды. В пределах каждого видового ареала среди

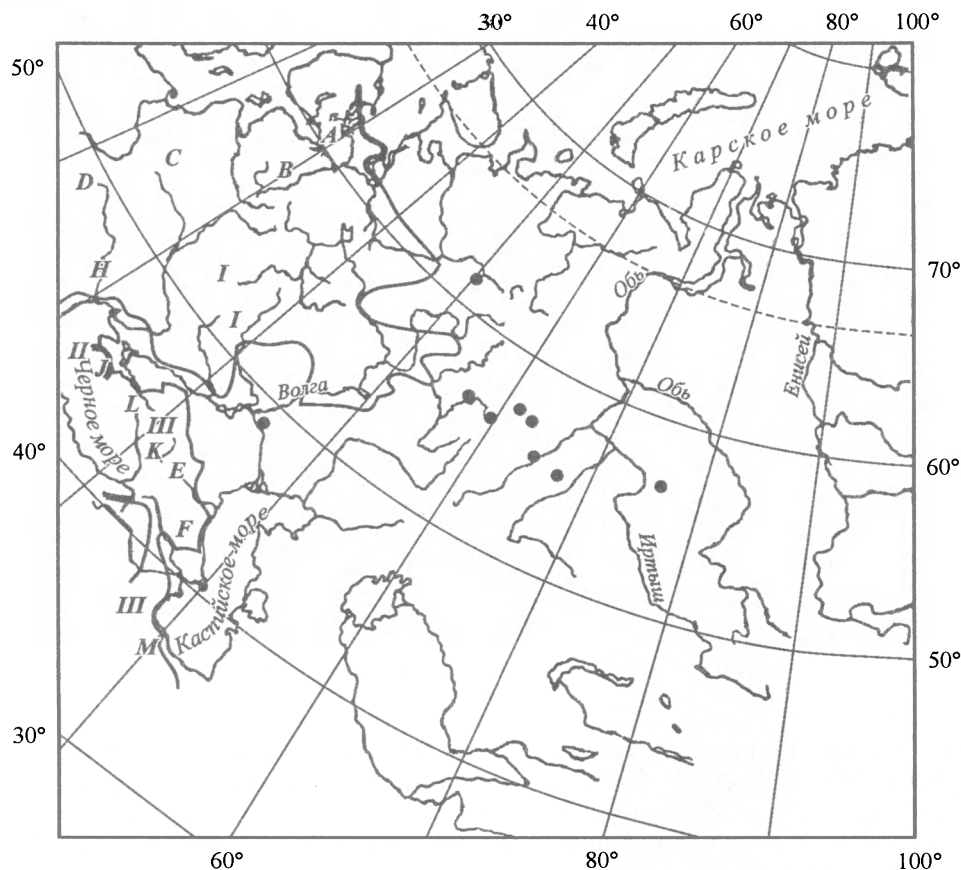


Рис. 4. Изученные морфотипы (А—Г) в восточной части дизъюнктивного ареала *Ixodes ricinus* (по: Филиппова, Панова, 1997, 1998а).

Линии I, II, III — границы трех основных дизъюнктивных зон видового ареала; круг — отдельные находки.

Fig. 4. The studied morphotypes (A—G) in the eastern part of the disjunctive range of *Ixodes ricinus*.

морфотипов установлена значительная неравномерность степени различий. Используемый коллекционный материал свидетельствует о том, что один и тот же морфотип может занимать весьма обширные территории. Подбор географических совокупностей, на основании которых выделены морфотипы, рассматриваемые в данной статье, позволяет предположить, что некоторые из них соответствуют популяциям.

Морфологическая интерпретация вариантов морфотипов складывается из особенностей изменчивости каждой активной фазы онтогенеза данной географической совокупности особей и числа признаков, подверженных географической изменчивости на каждой фазе и показывающих статистически достоверный уровень различий. В пределах этих показателей большой дифференциальный вес имеет транзитное проявление признака.

Характер географической изменчивости основных переносчиков возбудителей клещевого энцефалита и иксодового клещевого боррелиоза, видов *Ixodes ricinus* и *I. persulcatus*, не дает оснований для выделения подвидов, но выявляет дифференциацию на морфотипы. В восточной части дизъюнктивного ареала *I. ricinus* (рис. 4) было изучено 12 изолированных географиче-

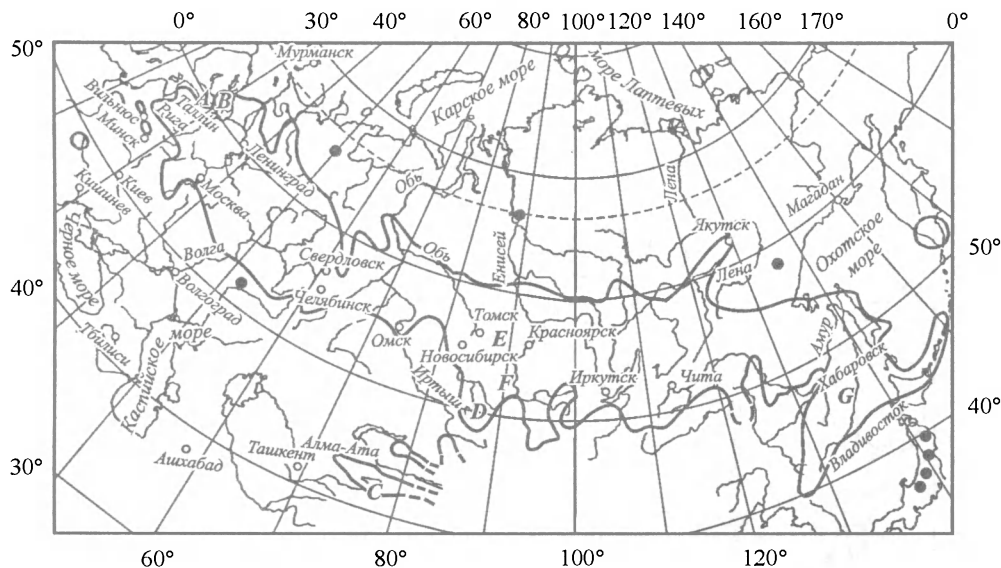


Рис. 5. Изученные морфотипы (А—Н) в ареале *Ixodes persulcatus* (по: Филиппова, Мусатов, 1996).
Линия — границы ареала; круг — отдельные находки.

Fig. 5. The studied morphotypes (A—H) in the range of *Ixodes persulcatus* (by: Filippova, Musatov, 1996).

ских совокупностей, включающих свыше 600 особей всех фаз (Филиппова, Панова, 1997, 1998а). На протяжении практически сплошного ареала *I. persulcatus* (рис. 5) было изучено 8 удаленных друг от друга совокупностей, включающих порядка 700 особей всех фаз (Филиппова, Другова, 1985; Филиппова, Мусатов, 1996).

Дифференциация изученных совокупностей каждого из этих 2 видов базируется на перекрывающихся морфометрических признаках, показывающих ту или иную степень достоверности. Особенности внутривидовой дифференциации состоят в том, что морфотипы *I. ricinus* статистически достоверно отличаются на всех фазах как линейными размерами, так и пропорциями органов и их структур, а морфотипы *I. persulcatus* — только линейными размерами. Эти факты свидетельствуют о более глубокой дивергенции морфотипов первого вида. Транзитный характер дифференциальных признаков не наблюдается: каждой фазе свойственны «свои» дифференциальные структуры. Такие факты позволяют говорить о дифференциации данных видов не выше, чем на морфотипы. Анализ степени морфологических различий морфотипов на протяжении ареалов каждого из обсуждаемых видов показывает, что наибольшей степенью различий (большим количеством признаков и более высокими статистическими показателями достоверности различий) характеризуются морфотипы из биоценозов наиболее древних территорий видовых ареалов (рис. 4, G, M; рис. 5, D, G, H). Эти территории служили рефугиями плиоценовых биоценозов в периоды третичных оледенений или, наоборот, иссушений климата, а также при морских трансгрессиях. Воссоединение с более молодыми территориями соответствующих ареалов, по всей вероятности, не смогло стереть своеобразие некоторых насчитывающих плиоценовый возраст популяций.

Так, в пределах своих ареалов виды *I. ricinus* и *I. persulcatus* включают наиболее аберрантные морфотипы: первый в гирканских лесах Талышских

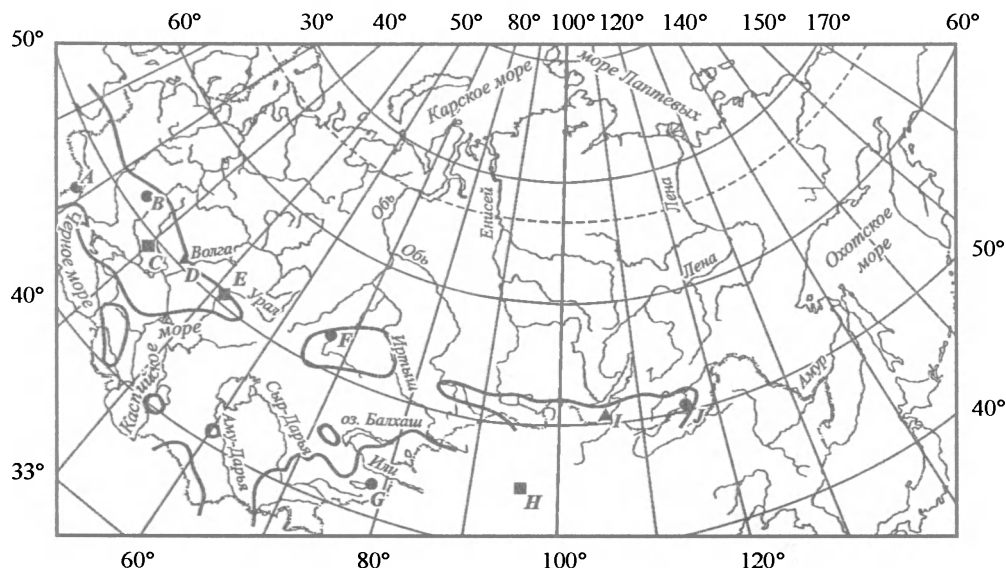


Рис. 6. Изученные морфотипы (А—І) в дизъюнктивном ареале *Ixodes crenulatus* и их основные хозяева (по: Филиппова, Панова, 2000).

Линия — дизъюнктивные зоны видового ареала; круг — все фазы, квадрат — 2 фазы, треугольник — 1 фаза; основные хозяева; А, В — хищные млекопитающие, С—А — *Marmota bobak bobak*, G — *M. centralis*, H — нет точных данных, I, J — *M. sibirica sibirica*.

Fig. 6. The studied morphotypes (A—J) in the disjunctive range of *Ixodes crenulatus*, and their main hosts (by: Filippova, Panova, 2000).

гор (рис. 4, G, M), где нимфальная фаза имеет наибольшее число дифференциальных признаков (Филиппова, Панова, 1997, 1998a); второй — в дригатах черневой тайги на Юго-Западном Алтае и особенно в горно-таежных лесах уссурийского типа в Южном Приморье, а также на о-ве Сахалин (рис. 5, D, G, H), где морфотипы характеризуются сочетанием наибольшего количества дифференциальных признаков и наиболее высокими показателями их достоверности (Филиппова, Другова, 1985; Филиппова, Мусатов, 1996). Перечисленные территории сохранили множество плиоценовых реликтов в растительных формациях и характеризуются мягким климатом. Обитающим в их пределах морфотипам обоих видов присущи наибольшие в соответственных ареалах размеры особей всех фаз. Еще один факт, касающийся степени сходства морфотипов вида *I. persulcatus*. Сравнение 8 изолированных морфотипов этого вида показало наибольшее сходство таковых с Карельского перешейка и из среднегорий Центрального Тянь-Шаня (рис. 5, B, C). Несмотря на огромную территориальную разобщенность, эти морфотипы имеют сходство в геологическом возрасте ареалов (четвертичный) и рецентных климатических условиях в силу трехмерности ареала *I. persulcatus* (Филиппова, Панова, 1997). Пастбищный тип паразитизма *I. ricinus* и *I. persulcatus* с использованием очень широкого круга хозяев исключает зависимость внутривидовой дифференциации от паразито-хозяйинных отношений.

Типичный норный паразит *I. (Pholeoixodes) crenulatus* имеет транспалеарктический ареал с множественными дизъюнкциями (рис. 6), который во многом совпадает с плейстоцен-голоценовым ареалом сурков рода *Marmota* Blumenbach, 1779.

Изученные более 600 особей, объединенные в 10 географических совокупностей (из которых 5 включали все 3 фазы и 5 — 2 смежные фазы), распределялись по 5 дизъюнктивным территориям ареала *I. crenulatus* (Филиппова, Панова, 2000). Визуальные дифференциальные признаки морфотипов не обнаружены. Для анализа взаимоотношений морфотипов сравнивались 8 признаков, представляющих абсолютные размеры структур, и 7 — пропорции. Все значения соответствующих параметров у соответствующих фаз перекрываются, но демонстрируют достаточно высокую степень статистически достоверных различий. Существен факт, выявленный в том числе и для всех 5 совокупностей, в которых представлены все активные фазы: те или иные дифференциальные признаки морфотипов носят транзитный характер с общей размерной тенденцией у всех фаз. При этом некоторые морфотипы более аберрантны, некоторые различаются лишь по 1—2 признакам.

Что касается сходства и различий морфотипов, то оно не всегда соответствует дизъюнкциям ареала или, наоборот, территориальной близости географических совокупностей. Неравнозначность степени различий на протяжении ареала представляет особый интерес в связи с вопросом коэволюции *I. crenulatus* с прокормителями.

В восточной части ареала вид паразитирует преимущественно на видах сурков группы *Marmota bobac*, с жизненным циклом которых тесно связан жизненный цикл клеща. Изученные совокупности происходят из дизъюнктивных ареалов *M. bobac* (Müller, 1776), *M. baibacina* (Katschenko, 1899), *M. sibirica* (Radde, 1862), в пределах которых *I. crenulatus* нередко обнаружен и на хищных млекопитающих среднего размера.

В западной европейской дизъюнктивной части ареала хозяйинные связи также неоднозначны. Самые западные морфотипы *I. crenulatus* — с Бессарабской и западных отрогов Среднерусской возвышенностей, где *M. bobac* истреблен в недалеком прошлом, но по палеонтологическим данным в позднелеплестоценовый и голоценовый периоды его ареал достигал среднего течения Рейна и нижнего Дуная (Громов и др., 1965), *I. crenulatus* паразитирует преимущественно на зимоспящих хищных млекопитающих, имеющих диаметр норы и удаленность гнездовой камеры, сходные с таковыми сурков (Филиппова, 1997). Морфотипы с Бессарабской возвышенности и западных отрогов Среднерусской возвышенности (*A*, *B*), связанные паразитированием с хищными млекопитающими, характеризуются наибольшими размерами и статистически достоверно отличаются от всех остальных изученных морфотипов многими транзитными признаками. Три восточных морфотипа из европейской дизъюнктивной территории ареала *I. crenulatus* (юго-восточные отроги Среднерусской возвышенности — *C*, Среднее Поволжье — *D*, долина среднего течения р. Урал — *E*) вписываются в область распространения *M. b. bobac* (Müller, 1776). Изученные экземпляры происходят с этого хозяина. Им свойственны статистически достоверные отличия от морфотипов *A* и *B* почти по всем транзитным размерным признакам, проявляющим перепад в сторону уменьшения. С другой стороны, морфотипы *C*, *D*, *E* отличаются от всех морфотипов с азиатских дизъюнктивных территорий минимальным числом транзитных признаков (Филиппова, Панова, 2000: табл. 1—2).

Из приведенных данных следует, что граница между группами морфотипов на основании транзитных признаков определяется сменой паразито-хозяйинных связей, проходя не между дизъюнктивными зонами, а через Среднерусскую возвышенность.

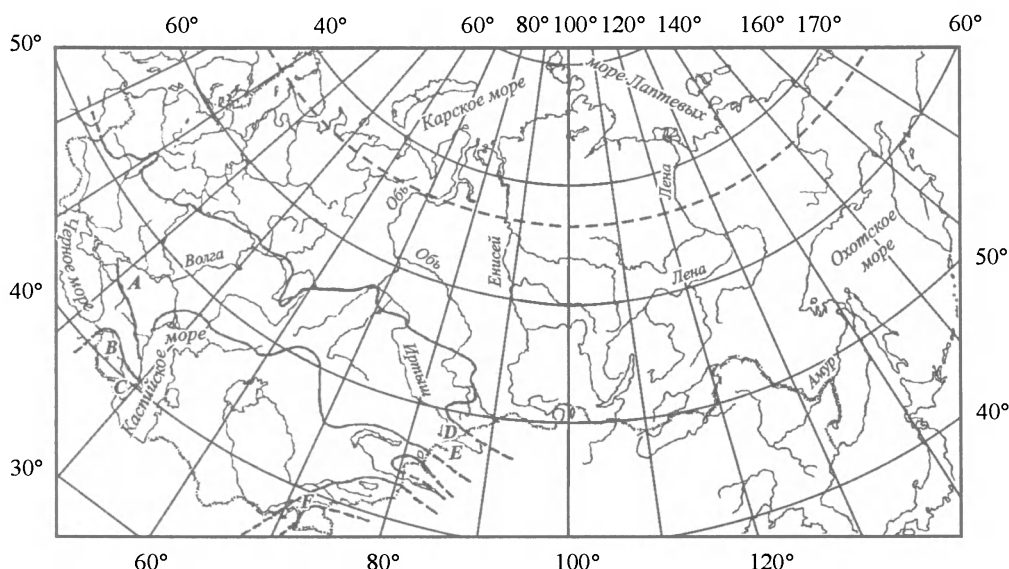


Рис. 7. Изученные морфотипы (A—F) в восточной части дизъюнктивного ареала *Dermacentor marginatus* (по: Филиппова, 2004).

Линия — дизъюнктивные зоны видового ареала.

Fig. 7. The studied morphotypes (A—F) in the eastern part of the disjunctive range of *Dermacentor marginatus* (by: Filippova, 2004).

Еще один вариант дифференциации морфотипов определяется включением в арсенал признаков рисунка скутума самки и особенно конскутума самца, у которого площадь рисунка и состав его элементов обширнее. Рисунок свойствен среди палеарктических иксодид только видам рода *Dermacentor* Koch, 1844. Внутри ареалов некоторых видов рисунок дает визуальные различия (степень яркости светлого пигмента, количество и размеры пятен краевого валика и др.). Однако у наиболее подробно изученного вида *D. marginatus*, за исключением морфотипа H с Западного Памира, по этим признакам отличается не более 60 % особей в остальных морфотипах A—E (рис. 7). Анализ всех 6 разобщенных географических совокупностей, включающих более 700 особей всех фаз, показал, что в комплексе со статистически достоверными морфометрическими различиями неполовозрелых фаз рисунок демонстрирует разнообразие вариантов морфологической дифференциации морфотипов (Филиппова, 2004). Так, морфотип с Западного Памира, безошибочно узнаваемый по ярко-белому пигменту дорсальных щитков скутума самки и конскутума самца, имеет наименьшее количество достоверных морфометрических отличий в совокупности по всем фазам по сравнению с 5 другими морфотипами (анализировалось 8 признаков у самца — 3 по рисунку и 5 структурных, и по 5 структурных признаков у самки, нимфы, личинки) из восточно-европейской и азиатской частей ареала *D. marginatus*. С другой стороны, наиболее подверженный индивидуальной изменчивости по рисунку морфотип со Ставропольского плато имеет наибольшее количество статистически достоверных отличий на протяжении онтогенеза. Почти столь же высокой степенью аберрантности характеризуется морфотип с Талышских гор (Филиппова, 2004). Среди элементов рисунка не только у *D. marginatus*, но и у других изученных видов этого рода (за исключением *D. nuttalli*) для дифференциации морфотипов наиболее зна-

чимы характеристики (количество и протяженность) темных пятен краевого валика. Транзитного характера дифференциации морфотипов у видов рода *Dermacentor* не отмечено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные варианты внутривидовой дифференциации у видов 4 родов охватывают значительный диапазон разнообразия внутривидовой таксономической структуры в сем. Ixodidae. В круге исследованных видов представлены наиболее существенные, присущие иксодидам особенности паразитохозяйных отношений в пределах разных типов паразитизма, разнообразие рецентных типов ареалов и биотопических связей, далеко не однозначная история их формирования.

Такой целенаправленный подбор видов-переносчиков возбудителей опасных и особо опасных природно-очаговых болезней человека с обширными ареалами, обеспеченный многолетними экспедиционными сборами и культивированием в лаборатории, высвечивает несколько вопросов фундаментального и прикладного планов.

Представленные данные ярко демонстрируют как разнообразие причин внутривидовой дифференциации, так и степень ее проявления. Так, тесные рецентные связи вида *I. pavlovskyi* с биотопами, характеризующимися плиоценовыми реликтами, и обширнейшая дизъюнкция его материкового ареала объясняют формирование двух четких подвидов при сохранении ими биотопических и паразито-хозяйных отношений, свойственных виду в целом. Более пластичный *I. persulcatus*, который, по-видимому, имел те же территориальные и временные истоки, в плейстоцен—голоценовый период завоевал вместе с биоценозами южной и средней тайги огромный ареал, перекрывающий таковой предыдущего вида (Филиппова, 2001). Как продемонстрировано, степень морфологической дифференциации внутри второго вида незначительная между морфотипами, принадлежащими относительно молодым, четвертичным популяциям, и достаточно существенная у морфотипов с территорий плиоценовых рефугиумов, совпадающих с ареалами подвидов *I. pavlovskyi*. Ведущее значение особенностей палеогенеза ареала в морфологической дифференциации (независимо ее от степени) присуще также видам *I. ricinus*, *Hl. asiaticum*, *Hl. marginatum*, видам р. *Dermacentor*. Все они характеризуются полностью на всех фазах жизненного цикла, реже — на половозрелой фазе, пастбищным типом подстерегания или активного преследования хозяина.

Более сложное действие причины внутривидовой дифференциации выявлено у видов с норным типом подстерегания. К сожалению, паразито-хозяйные связи подвидов *Hm. einacei* изучены недостаточно. Лишь известно в схеме, что обитающие в Средней Азии подвиды *Hm. e. taurica* и *Hm. e. turanica* тесно связаны с разными видами песчанок и их норами, а также с мелкими и среднего размера хищными млекопитающими (последним в свою очередь свойственны трофические и топические связи в направлении: песчанка—хищник), т. е. животными весьма подвижными. Вместе с тем даже в зоне территориального сообитания подвидов прослеживается допустимая морфологическая дискретность на всех фазах и различия в биотопических связях. Очевидно, ведущую роль в дифференциации на подвиды сыграла дивергенция условий обитания, исторически по-иному распределившихся территориально.

Разнообразие в представлении о путях и темпах внутривидовой дифференциации вносит типично норный *I. crenulatus*. Для этого вида прослежено сложение двух причин внутривидовой дифференциации: на востоке ареала это обширные его дизъюнкции, на западе — резкая смена хозяев в направлении сурки—хищные млекопитающие, проходящая через Среднерусскую возвышенность примерно с севера на юг. Изучение совокупностей особей всех фаз как с двух близлежащих территорий на Среднерусской возвышенности, так и на запад и восток от нее позволило установить этот факт. Особого внимания заслуживают не только рамки плейстоцен—голоценового возраста смены хозяев, но и продолжение этого процесса по настоящее время. В пользу последнего свидетельствуют факты как совсем недавнего уничтожения *M. bobac* вместе со степями к западу и югу от Среднерусской возвышенности, так и обнаружение *I. crenulatus* (рис. 6, морфотипы *A* — Бессарабская возвышенность, *B* — западные отроги Среднерусской возвышенности) в больших количествах на всех фазах на енотовидной собаке, акклиматизированной в Европе всего несколько десятилетий назад. Известно, что на Британских островах, где численность хищных млекопитающих в результате хозяйственной деятельности человека сильно сократилась, *I. crenulatus* перешел к массовому паразитированию на домашней собаке (Arthur, 1963). Данные о многократных случаях присасывания к человеку, равно и спонтанном носительстве чумного микроба и возбудителя лихорадки Ку, относятся к паразитирующим на сурках горным популяциям *I. crenulatus* в азиатской части ареала (см. в: Филиппова, 1977).

Если говорить о значении прикладного аспекта, то надо отметить, что результаты изучения внутривидовой таксономической структуры у исколовых клещей позволяют не только безошибочно определять полиморфные виды-переносчики по любой фазе в любой точке ареала, но и более рационально подходить к вопросам взаимоотношений вид клеща—вид патогена.

В фундаментальном аспекте желательно продолжение изучения внутривидовой структуры как по линии пополнения видов, так и пополнения материалов в пределах ареалов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа подготовлена с использованием коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН рег. № 2-2.20), контракт с Роснаукой № 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070).

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 06-04-48220) и Министерством науки Российской Федерации (грант ЕШ-164.2003.4).

Список литературы

- Апанаскевич Д. А. 2003а. Дифференциация близкородственных видов *Hyalomma anatolicum* и *H. excavatum* (Acari: Ixodidae) в объеме их ареалов на основании изучения всех фаз жизненного цикла. Паразитология. 37 (4) : 259—280.
- Апанаскевич Д. А. 2003б. Дифференциация подвидов полиморфного вида *Hyalomma marginatum* (Acari: Ixodidae) по неполовозрелым фазам. Паразитология. 37 (6) : 462—472.
- Апанаскевич Д. А. 2004. Дифференциация подвидов полиморфного вида *Hyalomma marginatum* (Acari: Ixodidae) по половозрелой фазе. Паразитология. 38 (1) : 23—35.

- Апанаскевич Д. А., Филиппова Н. А. 2007. Идентификация видов рода *Hyalomma* (Acari: Ixodidae) фауны России и сопредельных территорий по личиночной фазе. Паразитология. 41 (4) : 268—283.
- Громов И. М., Бибииков Д. И., Калабухов П. И., Мейер М. Н. 1965. Наземные белышья (Marmotinae). М.; Л.: Изд-во Наука. 466 с. [Фауна СССР. Млекопитающие. 3 (2)].
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. Изд. 4-е. СПб.: Наука. 000 с.
- Померанцев Б. И. 1948. Новые клещи сем. Ixodidae. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л. 10 : 20—24.
- Померанцев Б. И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 224 с. [Фауна СССР. Паукообразные. 4 (2)].
- Поспелова-Штром М. В. 1940. Личинки и нимфы клещей рода *Haemaphysalis* Koch фауны СССР. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л. 7 : 71—99.
- Филиппова Н. А. 1969. Таксономические аспекты изучения клещей рода *Ixodes* Latr. (Ixodoidea, Ixodidae) — переносчиков вирусов клещевого энцефалита. Энтومол. обзор. 48 (3) : 675—688.
- Филиппова Н. А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука. 393 с. [Фауна СССР. Паукообразные. 4 (4)].
- Филиппова Н. А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. СПб.: Наука. 436 с. [Фауна России. Паукообразные. 4 (5)].
- Филиппова Н. А. 2000. Внутривидовая таксономическая структура и идентификация близкородственных видов иксодовых клещей (Ixodidae). Паразитология. 34 (2) : 81—91.
- Филиппова Н. А. 2001. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии. Паразитология. 35 (5) : 361—375.
- Филиппова Н. А. 2004. Изменчивость рисунка твердых дорсальных покровов идиосомы самки и других фенотипических признаков как проявление микроэволюции вида *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae). Паразитология. 38 (5) : 369—387.
- Филиппова Н. А. 2006. Морфологические инверсии в онтогенезе иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) с позиций концепции гиперморфоза и их значение в систематике. Паразитология. 40 (1) : 3—25.
- Филиппова Н. А., Другова Е. А. 1985. Географическая изменчивость. В кн.: Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze. Л.: Наука. 174—184.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А. 1996. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Опыт применения баз данных по морфометрии. Паразитология. 30 (3) : 205—215.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. 1997. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в восточной части ареала. Паразитология. 31 (5) : 377—390.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. 1998а. Роль преимагинальных фаз в оценке географической изменчивости вида *Ixodes ricinus* (Ixodidae). Паразитология. 32 (2) : 105—117.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. 1998б. Географическая изменчивость всех активных фаз онтогенеза как основа для оценки внутривидовой таксономической структуры *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae). Паразитология. 32 (5) : 396—411.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. 2000. Внутривидовая дифференциация норного клеща *Ixodes crenulatus* (Ixodidae). Паразитология. 34 (4) : 265—279.
- Филиппова Н. А., Плаксина М. А. 2005. Некоторые аспекты внутривидовой изменчивости близкородственных видов группы *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae) как показатель микроэволюционного процесса. Паразитология. 39 (5) : 337—364.
- Филиппова Н. А., Стекольников А. А. 2007. Материалы по преимагинальным фазам иксодовых клещей, собранных с мелких млекопитающих на Западном и Северном Кавказе (Acari: Ixodidae). Паразитология. 41 (1) : 3—22.
- Филиппова Н. А., Панова И. В., Мусатов С. А. 1993. Таксономическая структура политипического вида *Haemaphysalis erinacei*. Паразитология. 27 (3) : 193—215.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. 1995. Таксономическая структура политипического вида *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae). Первый опыт использования баз данных по морфометрии. Паразитология. 29 (2) : 65—82.
- Arthur D. R. 1963. British ticks. London: Butter-Worths. 213 p.

- Hoogstraal H., Kaiser M. N. 1959. Observations on Egyptian Hyalomma ticks (Ixodoidea, Ixodidae). 5. Biological notes and differences in identity of *H. anatolicum* and its subspecies *anatolicum* Koch and *excavatum* Koch, among Russian and other workers. Identity of *H. lusitanicum* Koch. Ann. Entomol. Soc. Amer. 52 (3) : 243—261.
- Hoogstraal H., Kim K. Ch. 1985. Tick and Mammal coevolution, with emphasis on *Haemaphysalis*. In: Coevolution of parasitic arthropods and mammals. New York. 505—567.
- Hutcheson H. J., Oliver J. H. 1996. Multivariate morphometrics of larvae of the blacklegged tick (*Ixodes scapularis*) with notes on nomenclature. Journ. Parasitol. 82 (6) : 916—925.
- Hutcheson H. J., Oliver J. H., Houck M. A., Strauss R. E. 1996. Multivariate morphometric discrimination of nymphal and adult forms of the blacklegged tick (Acari: Ixodidae), a principal vector of the agent of Lyme disease in eastern North America. Journ. Med. Entomol. 32 (2) : 827—842.
- Oliver J. H., Owsley M. R., Hutcheson H. J., James A. M., Chen C., Irby W. S., Dotson E. M., McLain D. K. 1993. Conspecificity of the ticks *Ixodes scapularis* and *I. dammini* (Acari: Ixodidae). Journ. Med. Entomol. 30 (1) : 54—63.

INTRASPECIFIC TAXONOMIC DIFFERENTIATION IN TICKS (ACARI: IXODIDAE) IN THE VIEW OF THE MORPHOLOGICAL CONCEPTION OF SPECIES

N. A. Filippova

Key words: subspecies, morphotypes, Ixodidae, factors of intraspecific differentiation.

SUMMARY

The criteria for two most used intraspecific taxonomic ranks of ticks — subspecies and morphotype, have been formulated on the basis of the study of morphological variation in the distribution range of all active ontogenetic stages of 11 polymorphic species. All these species are vectors of transmissible diseases. They have vast distribution ranges and different types of host-parasite relationships. Subspecies have the complexes of visual morphological differences expressed in one or both sexes of mature ticks more limited, than those of related species. At immature stages differences of subspecies consist more often in morphometric characters and can be established by the methods of mathematical statistics only. Morphotypes, as a rule, differ at each corresponding stage by «their own» complexes of morphometric characters. All differential parameters of studied morphotypes are overlapped, but have statistically significant differences (by the Student's test). The concrete variations of differentiation by subspecies and morphotypes have been considered. The historical factors of intraspecific differentiation have been reconstructed for each species.